

TESE DE DOUTORADO

**PARTIÇÃO DE RECURSOS E DO NICHOS ISOTÓPICO
COMO MECANISMOS QUE POSSIBILITAM A
COEXISTÊNCIA DE ERMITÕES NO LITORAL NORTE DO
ESTADO DE SÃO PAULO, BRASIL**

Gabriel Fellipe Barros Rodrigues



Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia)
Orientador: Antonio Leão Castilho

Botucatu
2023

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS – CAMPUS DE BOTUCATU
PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
ÁREA DE CONCENTRAÇÃO – ZOOLOGIA

Defesa de Doutorado

**PARTIÇÃO DE RECURSOS E DO NICHOS ISOTÓPICO COMO
MECANISMOS QUE POSSIBILITAM A COEXISTÊNCIA DE ERMITÕES NO
LITORAL NORTE DO ESTADO DE SÃO PAULO, BRASIL**

Gabriel Felliipe Barros Rodrigues

Orientador: Prof. Dr. Antonio Leão Castilho

**Tese apresentada ao Instituto de Biociências da
Universidade Estadual Paulista “Júlio de
Mesquita Filho” – UNESP – Câmpus Botucatu,
como parte dos requisitos para obtenção do título
de Doutor em Ciências Biológicas, Área de
concentração: Zoologia.**

Botucatu 2023

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: MARIA CAROLINA ANDRADE CRUZ E SANTOS-CRB

Rodrigues, Gabriel Fellipe Barros.

Partição de recursos e do nicho isotópico como mecanismos que possibilitam a coexistência de ermitões no litoral norte do estado de São Paulo, Brasil / Gabriel Fellipe Barros Rodrigues. - Botucatu, 2023

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de Botucatu

Orientador: Antonio Leão Castilho

Capes: 20400004

1. Caranguejos. 2. Sobrevivência. 3. Isótopos estáveis. 4. Competição (Biologia). 5. Conchas.

Palavras-chave: Caranguejos ermitões; Coexistência; Isótopos estáveis; Paguroidea; Redes de interação.

SUMÁRIO

<u>AGRADECIMENTOS</u>	<u>2</u>
<u>APRESENTAÇÃO</u>	<u>4</u>
<u>INTRODUÇÃO GERAL</u>	<u>10</u>
<u>CAPÍTULO I</u>	<u>27</u>
FUNCTIONAL DIVERSITY OF HERMIT CRAB – GASTROPOD SHELL INTERACTION: GASTROPOD SHELL PREDICTS HERMIT CRAB DIVERSITY	27
<u>CAPÍTULO II</u>	<u>28</u>
FORBIDDEN LINKS LEADS TO MORPHOLOGICAL MATCH BETWEEN HERMIT CRABS AND GASTROPOD SHELLS	28
<u>CAPÍTULO III</u>	<u>30</u>
ISOTOPIC NICHE ANALYSIS OF SYMPATRIC HERMIT CRABS (CRUSTACEA: ANOMURA) REVEALS NICHE PARTITIONING AMONG GENERALISTS CONSUMERS	30
<u>CONCLUSÃO GERAL</u>	<u>32</u>

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer ao professor Dr. Antonio Leão Castilho por abrir a porta de seu laboratório permitindo com que eu ingressasse numa nova etapa acadêmica. Agradeço demais pelo suporte e por sempre estar aberto e me apoiar ao máximo em todas as etapas e decisões durante essa jornada. Obrigado Tony.

Gostaria também de agradecer aos professores Dr. Vladimir Eliodoro Costa e Dr. Felipe Wanderley Amorim. Agradeço pela atenção e pelo comprometimento em me auxiliar em todas as análises, dúvidas e experimentos que certamente moldaram esta tese.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelas bolsas de doutorado (processo 2019/01287-8, FAPESP e 141593/2019-9, CNPq) sem as quais essa tese não se materializaria.

Aos meus inestimáveis colegas de laboratório: Isabela Moraes, Renan (Greg), Mateus Santos (Binho) e João Barioto pela convivência diária, por me auxiliarem nas coletas (especialmente a Isa que disse que não ia mais em nenhuma coleta e foi em literalmente todas), pelos grandes momentos da Zoologia que vivenciamos, pelo saudoso futebol de terça, pelo auxílio durante as aulas, pelos corriqueiros “sextou” durante a semana. Enfim, vocês tornaram tudo mais fácil e prazeroso. Aqui, não posso deixar de mencionar meu profundo agradecimento aos pais da Isabela por ceder a base de estudos durante as coletas, apelidada carinhosamente de UNESP Caraguá.

Aos demais integrantes do laboratório (LABIAQUA) também conhecido como “Laborantonio): Rhani, Rafaela, Giulia, Geslaine, Milena e todos os outros que compuseram ou ainda compõem essa incrível equipe. Especialmente agradeço a Rhani por nos acomodar em sua casa durante as coletas em Ubatuba

Aos exímios pescadores Djalma (Passarinho) e Oseás pela competência e auxílio durante as expedições de campo.

Agradeço à minha família, principalmente a meus pais Osni Rodrigues e Elizabete da Silva Barros Rodrigues, por todo apoio dado durante os anos da graduação e pós-graduação.

35 A minha companheira Danielle Hamae Yamauchi por estar comigo há
36 praticamente uma década. Obrigado pelo inestimável carinho, compreensão
37 e principalmente por acreditar em mim sempre.

38 Aos técnicos, funcionários e colegas do departamento de Zoologia e do
39 Centro de Isótopos Estáveis (CIE) que me auxiliaram nas mais diversas
40 formas.

41 Aos incontáveis amigos que fiz durante essa jornada, principalmente meus
42 colegas de sala que compõem o célebre grupo “Pererecos”, pela companhia
43 durante todos esses anos.

44 Por fim, gostaria de agradecer a todos que deixaram e ainda deixam um
45 legado positivo presente na minha vida.

APRESENTAÇÃO

Gostaria de apresentar brevemente nessa seção momentos que foram importantes para a concepção da ideia da minha presente tese. Espero que o leitor não se incomode com o pouco rigor acadêmico que os próximos parágrafos seguem e os entenda como uma forma de ‘descomplicar’ a ciência presente para potenciais leitores leigos.

A concepção da ideia que permeia esta tese se deu no final de 2018 enquanto eu estava analisando os últimos dados que iriam compor minha dissertação de mestrado. Durante o mestrado me propus a investigar como a comunidade de ermitões – crustáceos decápodes parentes dos caranguejos, camarões e lagostas – se alterou em um período de 20 anos. O local desse estudo foi a enseada de Ubatuba, localizada no município de Ubatuba, litoral norte do estado de São Paulo. Para biólogos (como eu) apenas o fato de estudar como uma comunidade se altera (ou não) em um intervalo de tempo já é extremamente interessante e digno de esforço. Porém, tal enseada foi, e ainda é explorada comercialmente por pescadores cujo principal artefato pesqueiro são os barcos camaroeiros equipados com redes de arrasto. Essas redes causam distúrbios nas comunidades bentônicas (fauna que está em contato direto com o assoalho marinho) que residem na enseada.

Portanto, entender como os ermitões lidaram e lidam com o distúrbio causado pela pesca de arrasto foi uma experiência bastante interessante. No meu entendimento a principal mensagem transmitida em minha dissertação de mestrado, baseadas na análise criteriosa dos dados obtidos, foi que os ermitões “conseguiram” se manter na enseada e algumas espécies até mesmo prosperam. Dentre as espécies de ermitões capturadas, várias foram mais abundantes do que anteriormente registradas. Nesse caso, tudo indicava que:

os ermitões estavam coexistindo de forma estável e, portanto, competindo entre si pelos recursos disponibilizados naquele ambiente.

Coexistência estável é sem dúvida o tema central da presente tese, uma condição que ocorre quando espécies de uma comunidade coocorrem por um longo de tempo, sem que uma exclua competitivamente a outra. Muitas vezes a taxa de crescimento de uma população é limitada pela disponibilidade de recursos no ambiente. No caso dos ermitões – devido a seu abdome mole e sem calcificação – o principal recurso limitante é a disponibilidade de conchas vazias de moluscos (na maioria das vezes de gastrópodes). Essa interação se deu através de uma série de adaptações morfológicas que permitiram com que os ermitões ocupassem diversas conchas de moluscos e transformando-as muitas vezes em casas móveis.

Essa interação molda muitas vezes a dinâmica da comunidade de ermitões sendo que diversos trabalhos indicam uma partição de recursos intra e interespecífica. Dado que os ermitões não conseguem de maneira alguma remover gastrópodes vivos de suas conchas, tornando assim a disponibilidade de conchas limitada a uma curta janela de tempo. Muito há ainda a ser dito e investigado sobre essa singular interação que por sua vez é uma das mais fascinantes, possuindo poucas correspondentes na natureza.

Antes mesmo de surgir a ideia de realizar um doutorado, uma ferramenta em particular me chamou bastante atenção para estudar a estrutura de comunidades. Era 2017 e eu estava no XIII Congresso de Ecologia do Brasil realizado na Universidade Federal de Viçosa, campus Viçosa em Minas Gerais. Durante uma das mesas redondas, que entrei sem muita pretensão, foi me apresentado inúmeros casos em que a utilização de isótopos estáveis desvendava as várias facetas que tangem as interações ecológicas. Conforme as palestras iam se seguindo, lembrava dos burburinhos dos corredores do departamento de Zoologia (UNESP –

101 Botucatu) que o professor que viria a se tornar o orientador desta tese, estava
102 iniciando na época trabalhos com isótopos estáveis. Cerca de um ano depois
103 (fim de 2018), estava na sala do professor *Antonio Leão Castilho*, chamado
104 quase que exclusivamente de *Tony*, conversando sobre a possibilidade de
105 realizar um doutorado em seu laboratório.

106 Outra passagem que considero importante e relevante para entender o
107 que moldou esta tese, foi a ideia de aplicar redes de interação ecológica para
108 ermitões e conchas de gastrópodes. Pouco antes do carnaval de 2018 estava
109 cursando uma disciplina ofertada pelo PPG de Zoologia sobre a linguagem
110 de programação *R*, ministrada pelo professor *Felipe Wanderley de Amorim*.
111 Lembro claramente que um dos exemplos abordados foi a utilização de redes
112 de interação para investigar a interação entre beija-flores e plantas, nessa
113 hora, perguntei sobre a possibilidade de utilizar essa abordagem para o
114 modelo que estava estudando e quase que instantaneamente estávamos
115 discutindo o que viria a se tornar um dos capítulos dessa tese.

116 Por fim, destaco que tive a oportunidade de participar de várias
117 disciplinas, congressos, cursos e de colaborar com um grupo competente de
118 pesquisadores. Além disso, no final do doutorado tive o prazer de assumir
119 como professor bolsista a disciplina “Zoologia dos Metazoa Basais e
120 Lophotrochozoa” para o curso de Ciências Biológicas do Instituto de
121 Biociências de Botucatu (IBB).

122 Experiências de ensino, pesquisa e extensão desenvolvidas durante a
123 pós-graduação me deram confiança para, depois das expedições de campo e
124 de todo o longo e custoso trabalho laboratorial, trabalhar com prazer na
125 redação da tese e respectivos manuscritos. Portanto, a meta dessa tese foi
126 entender: se os ermitões que habitam a região estudada diferem entre si em
127 relação a seus traços funcionais e em relação as conchas que ocupam
128 (Capítulo I); se as espécies partilham seu recurso primordial de modo a

129 atenuar a competição (Capítulo II) ou se as espécies diferem o suficiente na
130 utilização de suas fontes alimentares (Capítulo III). Os capítulos estão
131 escritos em inglês visto que foram formulados visando a publicação em
132 periódicos científicos internacionais.

133 Desejo que seja uma leitura agradável.

134

RESUMO

Esta tese tem girar em torno da premissa que as espécies que competem entre si não demandam exatamente dos mesmos requisitos ecológicos, de maneira que desenvolvem mecanismos para evitar o processo de exclusão competitiva. Portanto, mesmo levando em conta as espécies que dependem dos mesmos recursos, estas devem diferir na utilização e preferência destes. Ao longo dos três capítulos que compõem esta tese, estudei como as diferentes espécies de ermitões lidam com o “enigma” da coexistência, dado que os mesmos disputam as conchas vazias de gastrópodes, as quais são consideradas recursos vitais para sua sobrevivência. No *Capítulo 1*, mostro que a diversidade de gastrópodes prediz a diversidade de ermitões, de forma que o aumento da variabilidade morfológica nas conchas é refletido na diversidade dos ermitões. No *Capítulo 2*, estudei os nichos isotópicos de espécies competidoras, revelando uma possível partição das fontes alimentares utilizadas pelos ermitões, ocupando assim diferentes níveis tróficos. Finalmente, no *Capítulo 3*, avanço na compreensão de quais processos influenciam a interação e até mesmo adequação das conchas ocupadas pelos ermitões, ao mostrar o padrão recorrente encontrado nas redes de interação entre ermitões e conchas de gastrópodes em que se observa uma modularidade, ou seja, diferentes subconjuntos de espécies de ermitões interagindo mais frequentemente com diferentes subconjuntos de espécies de conchas. Em conclusão, esta tese contribui para a elucidação dos mecanismos que permitem a coexistência estável de espécies com hábito de vida bastante similar, evitando assim a exclusão competitiva entre as espécies. De modo que tanto a partição das conchas disponíveis e das fontes alimentares podem propiciar a coexistência estável de várias espécies de ermitões.

Palavras-chave: Coexistência; isótopos estáveis; redes de interação; Paguroidea; caranguejos ermitões.

ABSTRACT

This thesis gravitates around the premise that competitor species do not necessarily have the same ecological requirements. As a result, they develop mechanisms to avoid competitive exclusion. Therefore, even when considering species that rely on the same resources, they should differ in their utilization and preference. Throughout the three chapters comprising this thesis, I have studied how different species of hermit crabs deal with the coexistence “enigma”, considering that they compete for empty gastropod shells, which are vital resources for their survival. In Chapter 1, I show that the diversity of gastropods predicts the diversity of hermit crabs, meaning that an increase in morphological variability in the shells was reflected in the hermit crab diversity. In Chapter 2, I studied the isotopic niches of competing species, revealing a potential partitioning of food sources used by hermit crabs, occupying different trophic levels. Finally, in Chapter 3, I advance the understanding of the processes that influence the interaction and even adequacy of shells occupied by hermit crabs. I address a recurring pattern found in the interaction networks between hermit crabs and gastropod shells, where modularity is observed. This means that different subsets of hermit crab species interact more frequently with different subsets of shell species. In conclusion, this thesis contributes to elucidate the mechanisms that enable stable coexistence of species with very similar lifestyles, thus avoiding competitive exclusion among species. Both the partitioning of available shells and food sources can facilitate the stable coexistence of multiple species of hermit crabs.

Keywords: Coexistence; stable isotopes; interaction networks; Paguroidea; hermit crabs.

INTRODUÇÃO GERAL

1. Enigma da coexistência de espécies similares

A vasta diversidade de organismos encontrados nos mais distintos ambientes nos leva a questionar como espécies tão similares, no contexto hábito de vida e função no ecossistema, conseguem coexistir sem que uma exclua competitivamente a outra (Chesson 2000, HilleRisLambers et al. 2012, Letten et al. 2017, Broekman et al. 2019). Tal questionamento se torna ainda mais enigmático quando pensamos em espécies que disputam recursos escassos e que muitas das vezes possuem um papel essencial para seu modo de vida.

Assim, a chamada “coexistência estável” exige que determinadas condições ocorram para que as diferentes espécies permaneçam presentes nas comunidades ecológicas. De forma geral, as espécies coexistem quando determinadas combinações ecológicas são atingidas, de forma a regular a abundância, estabilizando o crescimento das espécies abundantes e favorecendo o crescimento populacional das mesmas quando em baixa abundância, ou seja, quando rara (Chesson 2000). Vale ressaltar que “coexistência estável” difere de “coocorrência”, sendo que coexistência estável pode ser entendida como espécies em uma comunidade que coocorrem por longos períodos de tempo, onde há mecanismos que evitam a extinção de seus membros (Chesson 2000, Leibold & McPeck 2006, Letten et al. 2017). Já o termo ‘coocorrência’ é utilizado para espécies que estão em contato direto, mas não estão coexistindo, ou seja, eventualmente uma espécie será levada a extinção pela comunidade em que está inserida (Leibold & McPeck 2006, Siepielski & McPeck 2010).

Podemos destacar alguns fatores relevantes para a coexistência estável como: elevada competição intraespecífica; baixa competição interespecífica

e a partição de recurso entre as espécies. Para que ocorra coexistência entre espécies a competição intraespecífica deve ser maior que a competição interespecífica (Chesson 2000).

Dado a necessidade de delimitar as condições em que uma espécie se mantém presente em uma comunidade, a determinação do “nicho” que cada espécie ocupa nos permite entender os mecanismos que estruturam a comunidade. Se determinado hábitat oferecer condições em que a população de uma espécie permaneça sem imigração de fontes externas, tal ambiente é considerado próprio ao nicho da espécie. No entanto, se um ambiente não propiciar essas condições o oposto ocorre, podendo levar a extinção da espécie (Holt 2009). Contudo, é necessário entender qual ou quais das definições de nicho iremos seguir para uma melhor compreensão da tese.

2. Breve explanação sobre as definições de nicho

O termo “nicho” é primeiramente proposto sistematicamente em 1924 por Joseph Grinnel, considerando-o como todos os fatores (bióticos e abióticos) que definiam a existência de uma espécie em determinado local. Dessa forma, as espécies evoluem para “preencher” o nicho e não seria possível que duas espécies utilizem dos mesmos requisitos ambientais sem que eventualmente uma levasse a exclusão da outra (Grinnel 1924).

Contrapondo-se ao conceito proposto por Grinnel, que atribuía maior importância aos fatores abióticos, o nicho “Eltoniano” (Elton 1927) apresenta uma nova perspectiva no qual o conceito de nicho é baseado nas relações tróficas entre as espécies e seus “inimigos naturais”. Portanto, dando mais importância a fatores bióticos como o tamanho corpóreo que indicava muitas vezes sua posição na cadeia trófica.

O nicho “Hutchinsoniano” expandiu o conceito de nicho como um “hiperespaço n-dimensional” que cada espécie ocupa. Nesse caso, o nicho é

considerado como propriedade das espécies e não do ambiente, o que impossibilita a existência de um “nicho vago” como proposto por Grinnel e Elton (Hutchinson 1957). O ‘nicho’ então pode ser dividido em ‘nicho fundamental’ que se refere ao conjunto de todas as condições em que certa espécie pode sobreviver indefinidamente (sem a presença de um competidor e inimigos naturais) e ‘nicho realizado’ que abrange as condições em que certa espécie naturalmente ocorre, sendo restrita pela presença de possíveis competidores e inimigos naturais (Figura 1).

MacArthur e Levins propõem que o nicho seja focado na competição por recursos entre as espécies, sendo definido pela frequência de utilização de um dado recurso, levando a estudos como *limiting similarity* e *character displacement*. Já na virada do século XX a concepção de que o nicho deveria ser entendido como o efeito do ambiente nos organismos e vice-versa foi apresentada por Chase e Leibold. Nessa perspectiva o nicho podia ser dividido em 2 grandes eixos: 1) biogeográfico, que consiste em como o ambiente restringe a distribuição das espécies e 2) ecossistêmico, como as espécies impactam e transformam o ambiente em que habitam (veja Chase & Leibold 2003).

Apesar dos avanços nas ideias que circundavam o conceito de nicho, Stephen Hubbel coloca em xeque a própria importância do nicho das espécies na estruturação e dinâmica das comunidades ecológicas ao postular processos como deriva, dispersão e especiação como os responsáveis pelos padrões de diversidade observados (Hubbel 2001). Sob essa perspectiva, todos indivíduos estão sujeitos as mesmas taxas de mortalidade, natalidade, dispersão e especiação, independente de seus traços funcionais, tendo como principal mecanismo a hipótese nula na montagem das comunidades. Assim, se inicia o debate entre as teorias baseadas em nicho vs. teorias neutras.

Posteriormente, com a obtenção de grandes conjuntos de dados cada vez mais robustos, o nicho fundamental pôde ser entendido como as n

dimensões ambientais que comportam a sobrevivência de uma espécie, enquanto o nicho realizado seria a real distribuição geográfica das espécies, ou seja, após um processo de “filtro biológico” onde as espécies tem que lidar com fatores como: competidores, predadores, patógenos, barreiras de dispersão, dentre outros (Peterson et al. 2012).

Esta breve seção segue uma linha temporal adotada por Sales et al. (2021), que revisam detalhadamente a história do termo em questão. O conceito adotado na elaboração do presente estudo vaga entre o nicho “Hutchinsoniano” ao propor elucidar as diferentes dimensões do nicho de cada espécie e a de MacArthur e Levins, focando, portanto, no uso diferencial de recursos. Nesta tese, avançaremos na compreensão de possíveis mecanismos que permitem a coexistência das espécies. Na sequência, apresento com mais detalhes as principais categorias que envolvem a coexistência das espécies.



Figura 1. Esquema conceitual da distinção entre nicho fundamental e nicho realizado proposto por Hutchinson (1957).

3. Mecanismos de coexistência

Dada a complexidade em que as comunidades ecológicas estão estruturadas, é de se esperar que vários processos atuem conjuntamente para permitir a coexistência estável entre as espécies que ocupam nichos semelhantes. Portanto, se vê necessário categorizar em processos que permeiam a coexistência. A teoria moderna de coexistência propõe duas classes de mecanismos que mediam a coexistência, sendo eles: mecanismos que reduzem a sobreposição do nicho das espécies (mecanismos estabilizantes) e mecanismos que reduzem as habilidades competitivas entre as espécies (mecanismos equitabilizantes) (Chesson 2000, Letten et al. 2017). Outros fatores como a predação (tende a reduzir a densidade das espécies mais abundantes) juntamente com a ação conjunta de patógenos e parasitas (controlam a abundância das espécies) contribuem também para a manutenção da diversidade biológica. Além disso, as mudanças temporais nos fatores ambientais promovem coexistência das espécies ao mudar sazonalmente as “regras do jogo”, alterando a taxa metabólica, reprodutiva e de natalidade das diferentes espécies. De qualquer forma, para que duas ou mais espécies coexistam é necessário que a competição intraespecífica seja maior que a competição interespecífica. Dessa forma, o entendimento dos possíveis mecanismos que possibilitam a coexistência entre as espécies passa pela elucidação da utilização diferencial dos recursos em espécies que coexistem no espaço e no tempo.

Nesta tese, abordaremos o questionamento inicial de como espécies similares coexistem por longos períodos. Utilizo como modelo de estudo os ermitões, “simpáticos” crustáceos que ocupam conchas vazias de molusco e, dessa forma, representam uma das mais fascinantes e peculiares interação na natureza. Na sequência, apresento com mais detalhes esses crustáceos como

316 modelo de estudo e como se adequa perfeitamente com os objetivos
317 propostos.

318
319 4. Ermitões como modelo de estudo

320 Permita me iniciar esse tópico dizendo que os ermitões possuem uma
321 das mais peculiares e, ao mesmo tempo, fascinantes interações na natureza,
322 ao interagirem com conchas vazias de moluscos (e outras estruturas) para
323 proteger seu frágil abdome mole. O que torna essa interação peculiar é que
324 diferente das interações mutualísticas ou antagonísticas, em que dois
325 organismos vivos interagem entre si, os ermitões interagem com uma
326 estrutura que na maioria das vezes constituía um gastrópode e que se torna
327 disponível somente após a morte desses moluscos. Sendo assim, essa
328 interação pode ser definida como metabiosis, uma interação em que um
329 organismo cria condições para que outro organismo sobreviva, mesmo após
330 sua morte (Veiga 2016).

331 O alto grau de especialização que esses crustáceos possuem para
332 ocupar as conchas espiraladas de gastrópodes é singular e única na natureza.
333 Essa especialização se deu por uma série de adaptações que passa por seus
334 ancestrais inicialmente simétricos e com abdome duro (calcificado)
335 habitando fendas e orifícios no leito oceânico. Esse hábito de se abrigar para
336 proteger parte de seu corpo favoreceu a ocupação desses organismos a
337 conchas vazias de gastrópodes que estão presentes em grande número em
338 vários ambientes. A transformação crucial para consolidar esse tipo de
339 interação foi a torção de seu abdome, se adequando melhor as conchas
340 espiraladas de gastrópodes. Embora não haja uma coevolução entre os
341 ermitões (ocupantes das conchas) e os gastrópodes (fornecedores das
342 conchas), a especialização dos ermitões é tão grande que tal interação é
343 obrigatória para a sobrevivência desses crustáceos, evidenciando a

importância desse recurso na geração e manutenção da diversidade de ermitões.

Os ermitões correspondem aos crustáceos que compõem a superfamília Paguroidea Latreille, 1802, representada por sete famílias e 120 gêneros e cerca de 1100 espécies descritas (McLaughlin et al. 2010). Embora nem todos os animais presentes nesse táxon sejam considerados ermitão, correspondem ao grupo mais diverso dentre os Anomura (McLaughlin 2003, McLaughlin et al. 2010, Bracken-Grissom et al. 2013).

O termo “ermitão” se refere muito mais ao seu modo de vida “recluso” a uma estrutura (na maioria das vezes conchas vazias de gastrópodes) para proteger seu frágil abdome mole (não calcificado), e estudos apontam que a ocupação dessas estruturas se desenvolveu independentemente duas ou até mesmo três vezes na história evolutiva dos Paguroidea (Tsang et al. 2011).

Os ermitões podem ser divididos em sete famílias, uma delas possuem representantes com abdome simétrico (Família Pylochelidae), enquanto as outras seis tem como representantes os ermitões com o abdome assimétrico. Conseguem se locomover carregando suas conchas devido a seu abdome torcido, o qual está associado a urópodes modificados que, por sua vez, permitem com que se agarrem a columela da concha (McLaughlin 1983).

Portanto, entende-se que as conchas vazias têm papel central na sobrevivência dos ermitões, sendo indicado como o recurso limitante na maioria das comunidades (Kellogg 1976, Hazlett 1981, Lancaster 1988). A presença das conchas na vida dos ermitões começa assim que passam da fase de vida planctônica larval para a bentônica juvenil. Para que ocorra o assentamento, as larvas de ermitões necessitam de conchas viáveis, podendo até postergar a metamorfose para a fase juvenil na ausência deste recurso (Harvey 1996).

As conchas primariamente se tornam disponíveis para os ermitões após a morte de gastrópodes (ou outros moluscos) de forma em que a concha

não é destruída completamente. Existe inúmeros indícios de que os ermitões não escolhem as conchas de forma aleatória, tais organismos inspecionam uma série de atributos como tamanho, peso, espaço interno, presença de epibiontes, entre outros (Oliveira et al. 2018, Kremling & Zschummel 2021). A eficiência com que os ermitões escolhem as conchas se dá por meio de uma série de “pistas” visuais e químicas da qualidade do recurso em questão (Suárez-Rodríguez et al. 2019).

Há tempos se discute se os ermitões poderiam, em situações extremas, remover os gastrópodes vivos de suas conchas para utilizar de tal recurso. No entanto, as evidências sugerem que tal evento é improvável, sendo nunca registrado (Laidre 2011). Dessa forma, a aquisição das inúmeras conchas que esses crustáceos irão utilizar durante todo seu desenvolvimento se dá por certas vias. Os ermitões podem obter novas conchas logo após o óbito de gastrópodes ou pela introdução dessas conchas por fatores abióticos, como pelo transporte por correntes d’água ou próprio desenterramento das conchas (Hazlett 1981). Outra forma de obter novas conchas é através das interações inter e intraespecíficas dos ermitões. Tais “trocas” podem ser ocasionadas quando uma nova concha é introduzida no ambiente e é ocupada por algum indivíduo, deixando sua antiga concha disponível, tal processo pode levar a uma cascata de trocas de conchas na comunidade de ermitões. Ocasionalmente, muitas vezes, o agrupamento de vários indivíduos, aumentando assim a chance de obter uma concha mais adequada (Hazlett 2013, Peres et al. 2018).

Ainda, é possível que a obtenção da concha se dê através de confrontos agonísticos entre ermitões (Hazlett 1978, 1981, Burciaga et al. 2021). Ermitões ocupando conchas sub-ótimas tendem a iniciar combates por novas conchas e persistem por longos períodos (Tricarico & Gherardi 2007). A própria existência de um sistema complexo de combate entre os ermitões para expulsá-los de suas conchas (Lane & Briffa 2020) evidencia a importância da disputa por esse recurso.

A busca por conchas adequadas é uma constante na história de vida desses organismos, de modo que os ermitões estão sempre em busca de conchas “ideais” e assim que as ocupam, defendem seu recurso até em condições extremas (Turra & Gorman 2014). A ocupação de conchas adequadas reflete em vários aspectos na sobrevivência desses organismos, ermitões com conchas intactas apresentam uma resposta mais rápida aos predadores do que os que ocupam conchas danificadas (Gorman et al. 2018). Além de permanecerem reclusos (resposta antipredatória) por maiores períodos de tempo quando comparados com ermitões com conchas sub-ótimas (Hazlett & Bach 2012).

O que torna a questão ainda mais interessante é o fato que a adequação da concha ao ermitão é contexto-dependente, ou seja, em determinadas condições uma concha que considerada ideal se torna inadequada. O próprio ambiente influencia quais traços funcionais das conchas são selecionados pelos ermitões. Ermitões que vivem em locais com maior ação das ondas, tendem a ocupar conchas mais pesadas, evitando assim que sejam arrastados pelo alto hidrodinamismo (Argüelles et al. 2009). A presença de predadores no local também pode influenciar na concha ocupada: muitas vezes, ermitões ocupam conchas mais robustas que demandam uma maior energia para carregá-las para garantir uma proteção extra contra seus predadores (Arce & Córdoba-Aguilar 2018). Outro fator que pode influenciar na interação com as conchas é o estágio ontogenético. Foi reportado que fêmeas ovígeras de uma espécie de ermitão ocupam conchas com maior volume interno que permite acomodar e cuidar melhor da massa de ovos aderida a seu abdome (Ayres-Peres et al. 2008).

Como vimos anteriormente, as conchas têm um papel crucial no estabelecimento dos ermitões em diversos locais. Dessa forma, a competição por esse valioso recurso dita a estrutura da comunidade de ermitões muitas vezes. Estudos anteriores relataram que as redes ecológicas de ermitões

ocupando conchas de gastrópodes possuem uma topologia conhecida como “modular” (Rodrigues et al. 2020, da Silva et al. 2020, Silva et al. 2022), onde dentre todas as possíveis interações da rede, somente um subconjunto de espécies de ermitões interagem com um subconjunto de espécies de conchas. Formando assim os “módulos” que compõem a rede. Esse padrão sugere que as espécies de ermitões estão particionando o recurso, permitindo assim a coexistência estável dentro da comunidade já que determinadas espécies interagem com maior frequência com somente um subconjunto de conchas (que compõem seu módulo) dentre todas as espécies disponíveis. Assim, a enorme variação nos atributos morfológicos das conchas observadas, por exemplo, na enseada de Ubatuba (Figura 2), pode facilitar a utilização das mesmas por diferentes espécies de ermitões, até mesmo ermitões da mesma espécie em diferentes estágios ontogenéticos.

Contudo, é importante mencionar que embora as conchas tenham um papel desproporcional no modo de vida dos ermitões, a competição e também a coexistência não dependem exclusivamente das conchas. Outros fatores como os recursos alimentares e a ocupação de diferentes micro-habitat podem também explicar a coexistência das espécies de maneira conjunta. Embora os ermitões tenham o hábito alimentar considerado como onívoros generalistas (Hazlett 1981, Lancaster 1988), que conseguem explorar uma ampla gama de recursos alimentares, diferentes estratégias de captura do alimento já foram descritas.

No geral, os ermitões atuam como necrófagos, se alimentando de matéria orgânica em decomposição das mais variadas fontes. No entanto, algumas espécies podem agir como predadores ativos, procurando por potenciais presas enterradas no substrato (Caine 1975), ou até mesmo como animais filtradores, utilizando de suas antenas plumosas modificadas para capturar partículas de alimentos suspensas na coluna d’água (Bertini et al. 2004, Ayres-Peres & Mantelatto 2008, Fantucci et al. 2009). Além disso, já

foi reportado que ermitões habitando a zona intertidal, atuando como generalistas carniceiros, possuíam dietas distintas (Tran 2014). Esse conjunto de informações indica que as espécies de ermitões podem estar particionando os recursos alimentares, além das conchas de gastrópodes, possibilitando assim a coexistência estável desses organismos.

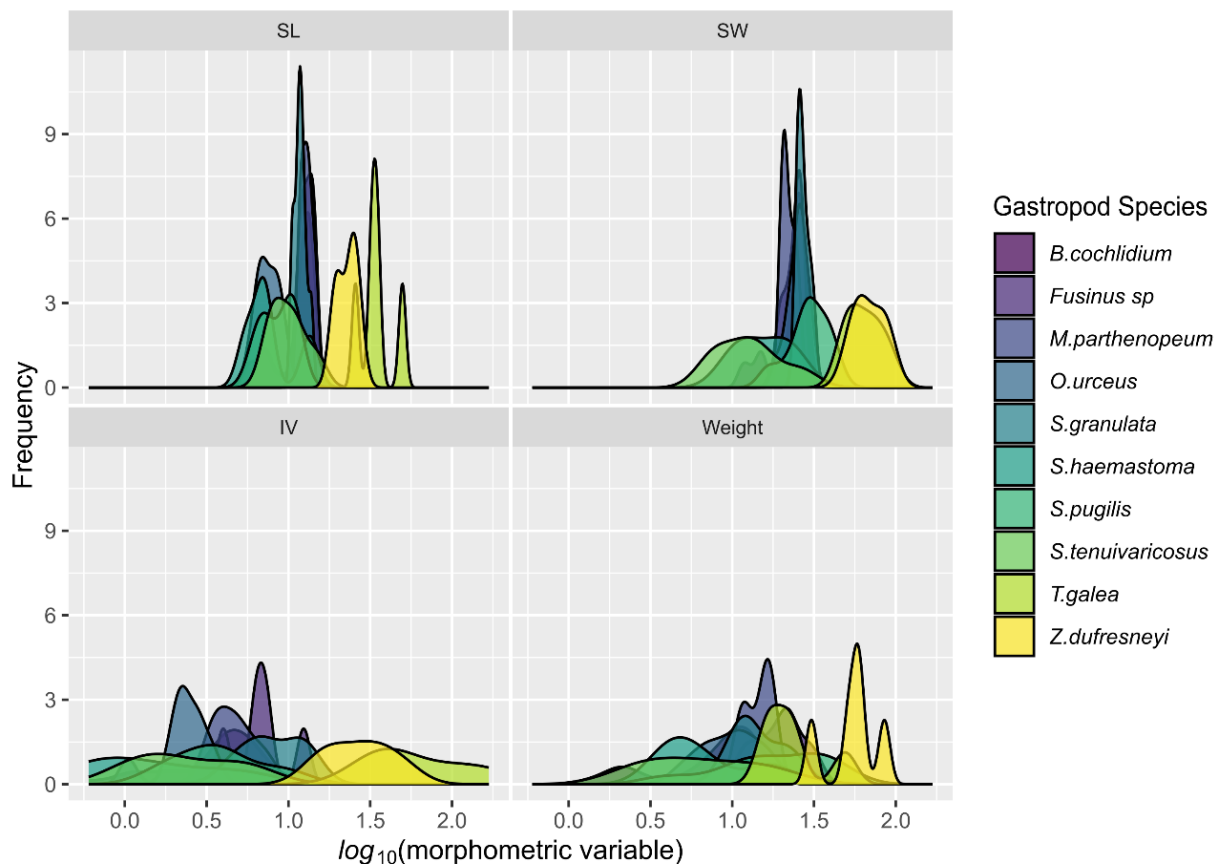


Figura 2. Distribuições dos comprimentos dos atributos morfológicos para as dez espécies de gastrópodes estudadas nessa tese: *Buccinanops cochlidium*, *Fusinus sp.*, *Monoplex parthenopeum*, *Olivancillaria urceus*, *Semicassis granulata*, *Strombus pugilis*, *Siratus tenuivaricosus*, *Tonna galea*, *Zidona dufresneyi*. SL = Shell length (comprimento da concha), SW = shell width (largura da concha), IV = Internal volume (volume interno) Weight = Peso.

Objetivos e estrutura da tese

Nesta tese busco entender quais os possíveis mecanismos que permitem a coexistência de diferentes espécies de ermitões. De modo geral, mensuramos o tamanho e a sobreposição do nicho de cada espécie de ermitão estudada considerando as características morfológicas, bem como sua assinatura isotópica. Ainda, investigamos a utilização das conchas de gastrópodes pelos ermitões sob a perspectiva das redes de interações ecológicas. Especificamente, tratamos dos seguintes temas nos capítulos que compõem esta tese:

Capítulo 1. Nesse capítulo investigamos como a diversidade de gastrópode impacta na diversidade de ermitões, bem como mensuramos o tamanho e a sobreposição de nicho interespecífico baseados nos atributos morfológicos dos ermitões e das conchas que os ocupam.

Capítulo 2. A abordagem seguida nesse capítulo foi de investigar se as espécies estudadas ocupavam o mesmo nicho isotópico, evidenciando fontes alimentares semelhantes, e se estavam em posições tróficas similares.

Capítulo 3. O último capítulo retoma estudos anteriores sob a interação de conchas de gastrópodes, dando um passo além nessa questão ao elucidar quais mecanismos mediam essa interação tão singular. Especificamente, discutimos qual a importância dos processos neutros ou baseados em nicho na adequação das conchas ocupadas pelos ermitões.

Objetivo geral

O objetivo do presente estudo é investigar a partição e sobreposição de diferentes dimensões do nicho de espécies simpátricas de ermitões,

evidenciando assim potenciais mecanismos de coexistência na região de Ubatuba – SP.

As seguintes hipóteses foram testadas:

1. A diversidade local de conchas de gastrópodes irá influenciar positivamente na diversidade de ermitões.
2. A sobreposição dos atributos funcionais dos ermitões será maior que a sobreposição dos atributos funcionais das conchas ocupadas por ermitões.
3. Observa-se uma diferença no nicho isotópico entre as diferentes espécies de ermitões, havendo, no entanto, uma sobreposição entre elas.
4. Ermitões que atingem maiores tamanhos irão apresentar valores isotópicos de $\delta^{15}\text{N}$ mais elevados (enriquecidos).
5. A rede de interação entre ermitões e conchas vazias de gastrópodes terá uma topologia modular (com subgrupos de espécies interagindo mais entre si do que com outros subgrupos).
6. Processos baseados em nicho apresentarão maior influência na adequação das conchas ocupadas por ermitões do que processos neutros.

REFERÊNCIAS

- Arce E, Córdoba-Aguilar A (2018) The right choice: Predation pressure drives shell selection decisions in the hermit crab *Calcinus californiensis*. Can J Zool 96:454–459.
- Argüelles A, Álvarez F, Alcaraz G (2009) Shell architecture and its relation to shell occupation by the hermit crab *Clibanarius antillensis* under different wave action conditions. Sci Mar 73:717–723.

- 532 Ayres-Peres L, Mantelatto FL (2008) Patterns of distribution of the hermit crab
533 *Loxopagurus loxochelis* (Moreira, 1901) (Decapoda, Diogenidae) in two coastal
534 areas of southern Brazil. Rev Biol Mar Oceanogr 43:399–411.
- 535 Ayres-Peres L, Sokolowicz CC, Kotzian CB, Rieger PJ, Santos S (2008) Ocupação de
536 conchas de gastrópodes por ermitões (Decapoda, Anomura) no litoral de Rio
537 Grande, Rio Grande do Sul, Brasil. Iheringia Ser Zool 98:218–224.
- 538 Bertini G, Fransozo A, Braga AA (2004) Ecological distribution and reproductive period
539 of the hermit crab *Loxopagurus loxochelis* (Anomura, Diogenidae) on the northern
540 coast of São Paulo State, Brazil. J Nat Hist 38:2331–2344.
- 541 Bracken-Grisson HD, Cannon ME, Cabezas P, Feldmann RM, Schweitzer CE, Ah Yong
542 ST, Felder DL, Lemaitre R, Crandall KA (2013) A comprehensive and integrative
543 reconstruction of evolutionary history for Anomura (Crustacea: Decapoda). BMC
544 Evol Biol 13.
- 545 Broekman MJE, Muller-Landau HC, Visser MD, Jongejans E, Wright SJ, de Kroon H
546 (2019) Signs of stabilisation and stable coexistence. Ecol Lett 22:1957–1975.
- 547 Burciaga LM, Alvarez A, Alcaraz G (2021) Same resource, different benefits: hermit crab
548 shell structure advantages owners, but not intruders in agonistic interactions.
549 Hydrobiologia 848:2539–2550.
- 550 Caine EA (1975) Feeding and masticatory structures of selected Anomura (Crustacea). J
551 Exp Mar Biol Ecol 18:277–301.
- 552 Chase JM, Leibold MA (2003) Ecological niches: linking classical and contemporary
553 approaches. University of Chicago Press.
- 554 Chesson P (2000) Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. Annu Rev Ecol Syst
555 31:343–366.
- 556 Elton CS (1927) Animal ecology. The Macmillan Company.
- 557 Fantucci MZ, Biagi R, Meireles AL, Mantelatto FL (2009) Influence of biological and
558 environmental factors on the spatial and temporal distribution of the hermit crab
559 *Isocheles sawayai* Forest & Saint-Laurent, 1968 (Anomura, Diogenidae). Nauplius
560 17:37–47.
- 561 Gorman D, Ragagnin MN, McCarthy ID, Turra A (2018) Risk-taking and risk-avoiding
562 behaviors by hermit crabs across multiple environmental contexts. J Exp Mar Biol
563 Ecol 506:25–29.
- 564 Grinnel J (1924) Geography and evolution. Ecology 5:255–299.
- 565 Harvey AW (1996) Delayed metamorphosis in Florida hermit crabs: multiple cues and
566 constraints (Crustacea: Decapoda: Paguridae and Diogenidae). Mar Ecol Prog Ser
567 141:27–36.
- 568 Hazlett BA (2013) Shell exchange behavior in the Hawaiian hermit crab *Calcinus hazletti*
569 (Decapoda, Diogenidae). Crustaceana 86:253–257.

- 570 Hazlett BA (1978) Shell exchanges in hermit crabs: Aggression, negotiation, or both?
571 Anim Behav 26:1278–1279.
- 572 Hazlett BA (1981) The behavioral ecology of hermit crabs. Annu Rev Ecol Syst 12:1–
573 22.
- 574 Hazlett BA, Bach CE (2012) Does shell species occupied influence individuality and
575 behavioural syndromes in the defensive behaviour of three Hawaiian hermit crabs?
576 Mar Freshw Behav Physiol 45:111–120.
- 577 HilleRisLambers J, Adler PB, Harpole WS, Levine JM, Mayfield MM (2012) Rethinking
578 Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. Annu Rev Ecol
579 Evol Syst 43:227–248.
- 580 Holt RD (2009) Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: Ecological and
581 evolutionary perspectives. Proc Natl Acad Sci U S A 106:19659–19665.
- 582 Hubbel SP (2001) The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography (MPB-
583 32). Princeton University Press.
- 584 Hutchinson G (1957) Concluding remarks. In: *Cold spring harbor symposium on*
585 *quantitative biology*. p 415–427
- 586 Kellogg CW (1976) Gastropod shells: A potentially limiting resource for hermit crabs. J
587 Exp Mar Biol Ecol 22:101–111.
- 588 Kremling V, Zschummel M (2021) Influence of Hydractinia echinata on the shell- choice
589 of the hermit crab Pagurus bernhardus. Humboldt-Universität zu Berlin, p 6–10
- 590 Laidre ME (2011) Ecological relations between hermit crabs and their shell-supplying
591 gastropods: Constrained consumers. J Exp Mar Biol Ecol 397:65–70.
- 592 Lancaster I (1988) *Pagurus bernhardus* (L.)-An introduction to the natural history of
593 hermit crabs. Field studies 7:189–238.
- 594 Lane SM, Briffa M (2020) The role of spatial accuracy and precision in hermit crab
595 contests. Anim Behav 167:111–118.
- 596 Leibold MA, McPeck MA (2006) Coexistence of the niche and neutral perspectives in
597 community ecology. Ecology 87:1399–1410.
- 598 Letten AD, Ke PJ, Fukami T (2017) Linking modern coexistence theory and
599 contemporary niche theory. Ecol Monogr 87:161–177.
- 600 McLaughlin PA (1983) Hermit Crabs—are They Really Polyphyletic? Journal of
601 Crustacean Biology 3:608–621.
- 602 McLaughlin PA (2003) Illustrated keys to families and genera of the superfamily
603 Paguroidea (Crustacea: Decapoda: Anomura), with diagnoses of genera of
604 Paguridae. Mem Mus Vic 60:111–144.
- 605 McLaughlin PA, Komai T, Lemaitre R, Listyo Rahayu D (2010) Annotated checklist of
606 anomuran decapod crustaceans of the world (exclusive of the Kiwaoidea and

- 607 families Chirostylidae and Galatheidae of the Galatheoidea) part i-Lithodoidea,
608 Lomisoidea and Paguroidea.
- 609 Oliveira CDL, Quirino AMS, Silva EA da, Costa EF, Santos D da S, Menezes ANC,
610 Junior M de M, Silva FMS da (2018) Shell choice and occupation by the hermit crab
611 (Crustacea: Diogenidae) in laboratory environment. *International Journal of Aquatic*
612 *Biology* 6:61–65.
- 613 Peres PAS, Ferreira AP, Leite FPP (2018) Expanding the “shell exchange market”
614 hypothesis for clustering behavior in intertidal hermit crabs: Mating and tide as
615 proximate factors. *J Exp Mar Biol Ecol* 500:100–104.
- 616 Peterson AT, Soberón J, Pearson RG, Anderson RP, Martínez-Meyer E, Nakamura M,
617 Araújo MB (2012) *Ecological Niches and Geographic Distributions* (MPB-49).
618 Princeton University Press.
- 619 Rodrigues G, Ballarin C, Fransozo A, Amorim F (2020) Structural patterns of a coastal
620 hermit crab-gastropod shell interaction network: new insights from a unique
621 relationship. *Mar Ecol Prog Ser* 640:117–126.
- 622 Sales LP, Hayward MW, Loyola R (2021) What do you mean by “niche”? Modern
623 ecological theories are not coherent on rhetoric about the niche concept. *Acta*
624 *Oecologica* 110:103701.
- 625 Siepielski AM, McPeck MA (2010) On the evidence for species coexistence: a critique
626 of the coexistence program. *Ecology* 91:3153–3164.
- 627 da Silva AR, Rodrigues GFB, Lima D, Cobo VJ, da Costa RC, Castilho AL (2020) The
628 hermit crab-shell relationship through the lens of interaction networks: The use of
629 network metrics and species role across communities. *Austral Ecol*.
- 630 Silva AR, Rodrigues GFB, Paluski GB, Vieira R, Gregati RA, Alexandre R, Rodrigues
631 GFB, Paluski GB, Vieira NR, Gregati RA (2022) Downscaling hermit crab-
632 gastropod network to demographic groups unveils recurrent patterns. *Ethol Ecol*
633 *Evol* 00:1–17.
- 634 Suárez-Rodríguez M, Kruesi K, Alcaraz G (2019) The shadow of the shell: A cue for a
635 new home. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*
636 99:1165–1169.
- 637 Tran M V. (2014) Coexisting generalist scavengers occupy different feeding niches. *Mar*
638 *Biol* 161:2589–2596.
- 639 Tricarico E, Gherardi F (2007) Resource assessment in hermit crabs: The worth of their
640 own shell. *Behavioral Ecology* 18:615–620.
- 641 Tsang LM, Chan TY, Ahyong ST, Chu KH (2011) Hermit to king, or hermit to all:
642 Multiple transitions to crab-like forms from hermit crab ancestors. *Syst Biol* 60:616–
643 629.
- 644 Turra A, Gorman D (2014) Subjective resource value and shell abandoning behavior in
645 hermit crabs. *J Exp Mar Biol Ecol* 452:137–142.

- 646 Veiga JP (2016) Commensalism, Amensalism, and Synnecrosis. Encyclopedia of
647 Evolutionary Biology 1:322–328.
648

CAPÍTULO I

FUNCTIONAL DIVERSITY OF HERMIT CRAB – GASTROPOD
SHELL INTERACTION: GASTROPOD SHELL PREDICTS HERMIT
CRAB DIVERSITY**ABSTRACT**

Hermit crabs are a classic example of the importance of resources in ecology. Remarkably, gastropod shell plays a vital role, being a valuable and disputable resource in hermit crab communities. Here, we investigated how gastropod shell diversity is associated with hermit crab diversity (taxonomic and functional). Also, we applied dynamic range boxes (dynRB) to examine the niche volume and overlap of sympatric coastal hermit crabs. We surveyed a hermit crab community in the southeastern Brazilian Coast. Morphological traits of hermit crabs and their occupied shells were incorporated as a proxy of niche estimate. Niche overlap occurred between every pair of hermit crab species, at least to some degree. Furthermore, we found a significant relationship between hermit crab diversity and shell diversity for both taxonomic and functional models. Our results suggest that hermit crab species that attain larger sizes are capable of interacting with a wide array of shell features, boosting their niche's volume and intraspecific variability. While smaller hermit crabs are constrained to occupy a subset of smaller shells during all their ontogenetic development. Further, incorporating morphological features (functional traits) in the diversity measures allowed us to better explore this unique relationship in nature. Notably, as empty shell morphological features become more diverse it seems to be reflected on hermit crab diversity. Suggesting that heterogeneity in empty gastropod shells could provide enough variability to resource partitioning among and within hermit crab species, allowing stable coexistence in local communities. Our findings highlight the importance of an empty gastropod shell in the maintenance of hermit crab diversity.

Keywords: functional diversity; species interaction; commensalism; dynRB; Paguroidea; niche overlap.

CAPÍTULO II

FORBIDDEN LINKS LEADS TO MORPHOLOGICAL MATCH BETWEEN
HERMIT CRABS AND GASTROPOD SHELLS**ABSTRACT**

Commensalistic networks are often overlooked in ecological network studies compared with mutualistic and antagonistic networks. However, it is known that these unilateral interactions also promote stabilizing effects on communities. Hermit crabs interact with empty gastropod shells, representing an obligate commensalistic association. Thus, shell adequacy is an important indicator of shell availability in hermit crab communities, which is measured using the shell adequacy index (SAI). Herein, we investigated which processes, i.e., forbidden links, morphological match, and abundance, influence the probability of interaction (reflecting in shell adequacy) among hermit crab species and empty gastropod shells, collected in the southeast Brazilian coast. Simulating values of shell adequacy under three different hypotheses (neutral, forbidden links, and morphological match). We recorded a total of 121 interactions being 5 hermit crab species occupying 10 gastropod shell species. Simulated weighted mean values of SAI were consistent with forbidden links and morphological match, indicating the importance of morphological traits in this interaction. Hence, our findings suggest that niche-based processes involving the adaptation of hermit crabs to the gastropod shells, and not abundance, are the most important drivers influencing the interaction between hermit crabs and empty gastropod shells. However, it is worthy to note that SAI is context-dependent and would vary temporally and spatially among hermit crab communities. Even so, we highlight that interactions based on species niches better predicted the shell adequacy than neutral-based interactions, i.e. the abundance of shells in the environment.

Keywords: match-mismatch, ecological networks, commensalism, shell adequacy index, resource partition.

RESUMO

Estudos sobre redes ecológicas comensalistas são geralmente tratadas com menos afinho quando comparadas com as redes mutualísticas e antagonísticas. No entanto, sabe-se que essas interações unilaterais também são responsáveis por promover efeitos estabilizantes nas comunidades. Os ermitões interagem com conchas vazias de gastrópodes, representando assim uma associação comensalista e obrigatória, mesmo se tratando de uma parte corpórea de um gastrópode morto. Assim, a adequação da concha ocupadas (SAI) mostra-se como um indicador importante da disponibilidade de conchas nas comunidades de ermitões. Investigamos no presente estudo quais processos como: links proibidos, ajuste morfológico e abundância influenciam a probabilidade de interação (refletido na adequação da concha) entre as espécies de ermitões com as conchas de gastrópodes coletadas no litoral sudeste da costa brasileira. Utilizamos três diferentes hipóteses (neutra, links proibidos e ajuste morfológico) para simular os valores da adequação das conchas nos ermitões. Foi amostrado um total de 121 interações sendo composta por 5 espécies de ermitões interagindo com 10 espécies de gastrópodes. A média ponderada dos valores de SAI obtidas foram congruentes com a hipótese dos links proibidos e do ajuste morfológico, indicando a importância dos traços morfológicos nesse tipo de interação. Consequentemente, nossos resultados sugerem que os processos baseados em nicho, os quais envolvem as adaptações dos ermitões a ocuparem as conchas de gastrópodes, e não a abundância das espécies são os fatores mais importantes que influenciam a interação dos ermitões com as conchas vazias de gastrópodes. No entanto, é importante salientar o SAI é contexto dependente e pode variar temporalmente e espacialmente. Contudo, os resultados destacam que as interações baseadas nos nichos das espécies predizeram melhor a adequação das conchas do que as interações baseadas em processos neutros, como a abundância das conchas no ambiente.

Palavras-chave: ajuste-desajuste, redes ecológicas, comensalismo, índice de adequação das conchas, partição de recurso.

CAPÍTULO III

ISOTOPIC NICHE ANALYSIS OF SYMPATRIC HERMIT CRABS (CRUSTACEA:
ANOMURA) REVEALS NICHE PARTITIONING AMONG GENERALISTS
CONSUMERS

ABSTRACT

Even closely related species, that present resembling lifestyles and requires similar resources, avoid at least to some degree competition, developing mechanisms to attain stable coexistence. Hermit crabs are recognized as a generalist consumer capable of obtaining food items from diverse sources, showing resource overlap within and among species. In this study, we investigated the isotopic community to determine the species niche breadth, overlap, and trophic levels of sympatric hermit crabs in Ubatuba Bay, southeast Brazil. We chose two different approaches to measure isotopic niche size. Niche size is defined as (1) the occupation of individuals in stable isotope bi-plot ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) and (2) isotopic niche as a probability region in n-dimensional space and reduced elliptical regions (dimensions = 2). Stable isotope analysis indicated that hermit crabs vary in their niche size and occupied different trophic levels based on two different isotopic baselines. Also, we observed niche overlap in every pair of species. This suggests that hermit crabs present resource partition of food, which might be responsible for the coexistence of different species, avoiding competitive exclusion. Suggesting that hermit crabs not only compete with empty shells but as well feed from different food sources or vary in the contribution of each prey item, as reflected by their isotopic values.

Keywords: stable isotopes, species coexistence, niche partitioning, trophic level, nicheROVER

RESUMO

Até mesmo as espécies com alto grau de parentesco, que possuem estilos de vida e demandam de recursos similares, evitam competir entre si de alguma maneira, desenvolvendo mecanismos para permitir a coexistência estável. Os ermitões são considerados onívoros generalistas capazes de obter itens alimentares de diversas fontes, tendo assim uma sobreposição de recursos alimentares entre e nas mesmas espécies. No presente estudo, nós investigamos a comunidade isotópica dos ermitões para determinar a largura, sobreposição e níveis tróficas das diferentes espécies que ocorrem na enseada de Ubatuba, região sudeste do Brasil. Nós escolhemos duas abordagens para estimar o tamanho do nicho isotópico. O tamanho do nicho foi definido como (1) a área em que as assinaturas isotópicas dos indivíduos ocupam em duas dimensões isotópicas ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$) e (2) como uma região baseada em probabilidade reduzida a elipses em que a assinatura isotópica dos indivíduos irão ocupar em um espaço n-dimensional. A análise de isótopos estáveis indicou que os ermitões variam em seu tamanho de nicho e ocupam diferentes níveis tróficos com base em duas bases tróficas diferentes. Além disso, observamos que a sobreposição de nicho ocorre entre cada par de espécies. Isso sugere que os ermitões apresentam uma partição de recursos alimentares, o que pode ser responsável pela coexistência de diferentes espécies, evitando assim a exclusão competitiva. Sugerindo que os ermitões não apenas competem por conchas vazias, mas também se alimentam de diferentes fontes de alimento ou variam na contribuição de cada item alimentar, conforme refletido por seus valores isotópicos.

Palavras-chave: isótopos estáveis coexistência de espécies, partição de nicho, níveis tróficos, nicheROVER.

CONCLUSÃO GERAL

Ao longo dos três capítulos que compõem esta tese, estudei quais as foram os possíveis fatores que permitem com que os ermitões habitem de maneira estável o mesmo local, bem como quais foram as consequências ecológicas desses mecanismos. Tendo em vista a característica única da interação de ermitões com as conchas vazias de gastrópodes conseguimos observar, mensurar e agregar novas informações sobre a partição de conchas entre as espécies de ermitões. Da mesma forma, demos um passo adiante ao elucidar quais processos ditaram, na maioria das vezes, essa singular interação. Ao que tudo indica os processos baseados em nicho, ou seja, aqueles que levam em conta os traços funcionais das espécies foram mais importantes para prever o padrão encontrado do que os processos neutros, ou seja, a própria abundância das espécies. Essas informações mostram quão distinta é a ocupação de conchas por ermitões quando comparado a outros tipos de interação, pois tal padrão é geralmente encontrado para interações mutualísticas, onde houve uma coevolução entre ambos lados da interação (Chomicki et al., 2019; Hembry et al., 2018; Thompson et al., 2013). Dessa forma obtemos novas informações sobre redes unilaterais comensalistas (metabiosis) pouco abordadas nos estudos de redes ecológicas. Além do mais, trouxemos novas informações sobre a visão comumente aceita dos ermitões como unicamente onívoros e generalistas (Hazlett, 1981; Kellogg, 1977; Lancaster, 1988). As diferentes espécies de ermitões estavam ocupando diferentes “porções” do nicho isotópica presente na comunidade, indicando possivelmente uma distinção nas fontes alimentares acessadas pelas diferentes espécies.

No primeiro capítulo, detalhamos a relação bastante conhecida, porém surpreendentemente pouco testada, entre a diversidade de gastrópode e a diversidade de ermitões. Como se esperava, locais que apresentaram uma maior diversidade de gastrópodes também apresentou uma maior diversidade de ermitões. A utilização de diferentes índices de diversidade corroborou com a robustez encontrada, à medida que incorporamos mais informações nos índices de diversidade, como a abundância das espécies e os dados morfológicos, a relação se mostrou mais ajustada. Ainda, as variáveis morfológicas dos ermitões, que podem ser entendidas como traços funcionais e refletem suas funções no ecossistema, apresentaram uma certa sobreposição entre as espécies estudadas. Assim como os traços funcionais das conchas que ocuparam.

No segundo capítulo, mostramos que a interação de ermitões com as conchas de gastrópode era modulada pelo ajuste morfológico entre o tamanho corpóreo dos ermitões

e a abertura das conchas. Divergindo do que é esperado para redes não mutualísticas, as quais a abundância das espécies influencia muito mais na frequência de interação do que as características funcionais dos indivíduos. Corroborando com o padrão modular recorrente encontrado nas redes de ermitões e conchas de gastrópodes, dando um passo adiante na compreensão desse tipo de interação.

No terceiro capítulo, mostramos que as diferentes espécies de ermitões variam em relação a sua assinatura isotópica, indicando que além de particionarem seu recurso vital (conchas) também pode ocorrer uma segregação nas fontes alimentares. Visto que as diferentes espécies de ermitões estavam ocupando diferentes níveis tróficos na comunidade estudada, variando de consumidores secundários a consumidores terciários.

Em conclusão, acredito que essa tese contribui para o entendimento dos mecanismos que possibilitam a coexistência de espécies ecologicamente similares. Além disso, propomos novas abordagens para o estudo da ocupação de conchas por ermitões sob a luz das redes ecológicas, a qual ainda está muito restrita as regiões sul e sudeste da costa brasileira. Também, é promissor incorporar mais “eixos” que constituem o nicho das espécies para elucidar sua importância sob o referencial teórico da abordagem moderna de coexistência. Espero que esta tese estimule novas pesquisas sobre esta singular e fascinante interação na natureza.

Fim.

Referências

- Chomicki, G., Weber, M., Antonelli, A., Bascompte, J., & Kiers, E. T. (2019). The Impact of Mutualisms on Species Richness. *Trends in Ecology and Evolution*, 34(8), 698–711. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.03.003>
- Hazlett, B. A. (1981). The behavioral ecology of hermit crabs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12(1), 1–22. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.12.110181.000245>
- Hembry, D. H., Raimundo, R. L. G., Newman, E. A., Atkinson, L., Guo, C., Guimarães, P. R., & Gillespie, R. G. (2018). Does biological intimacy shape ecological network structure? A test using a brood pollination mutualism on continental and oceanic islands. *Journal of Animal Ecology*, 87(4), 1160–1171. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12841>

- 852 Kellogg, C. W. (1977). Coexistence in a hermit crab species ensemble. *Biological*
853 *Bulletin*, 153(1), 133–144.
- 854 Lancaster, I. (1988). *Pagurus bernhardus* (L.)-An introduction to the natural history of
855 hermit crabs. *Field Studies*, 7, 189–238.
- 856 Thompson, A. R., Adam, T. C., Hultgren, K. M., & Thacker, C. E. (2013). Ecology
857 and evolution affect network structure in an intimate marine mutualism. *American*
858 *Naturalist*, 182(2). <https://doi.org/10.1086/670803>.
- 859



unesp 

 **IB** Instituto de
Biotecnologia
Unesp Botucatu

 **FAPESP**

Processo nº 2019/01287-8